

Zur Anatomie des *Balanoglossus*.

Vorläufige Mittheilungen

von

Dr. J. W. Spengel, Bremen.

Mit Tafel 30.

Der Umstand, dass in einer kürzlich erschienenen Abhandlung von W. BATESON über die früheren Entwicklungsstadien von *Balanoglossus* sp.¹ die baldige Veröffentlichung von Untersuchungen über die Anatomie dieses Thieres angekündigt ist, veranlasst mich, im Folgenden einige der hauptsächlichsten Resultate mitzutheilen, zu denen mich meine eigenen Studien über diesen Gegenstand geführt haben. Zum besseren Verständnis füge ich ein paar Zeichnungen hinzu, verkleinerte Copien von einigen der für die ausführliche Publication angefertigten Abbildungen.

Hinsichtlich der Bezeichnung der Körperabschnitte schließe ich mich an KOWALEVSKIAN. Nur für den vordersten Abschnitt schlage ich statt des in keiner Weise zutreffenden Namens »Rüssel« die Bezeichnung »Eichel« vor, welche den Vorzug morphologischer Bedeutungslosigkeit hat und zugleich die Form dieses Theiles richtiger bezeichnet als irgend ein anderer Ausdruck. Die Eichel ist, wie schon aus KOWALEVSKI'S Beobachtungen hervorgeht, in erster Linie ein Bewegungsorgan und zwar das wichtigste des Thieres. Damit in Übereinstimmung steht die Thatsache, dass die Eichel wesentlich aus Muskeln aufgebaut ist, nämlich einer feinen Schicht von Ringmuskeln (Fig. 1 *rm*), welche unmittelbar unter der dünnen Basalmembran der Epidermis liegt, und einem dichten Filzwerk von Muskelfasern (*lm*), die vorwiegend eine longitudinale Richtung einhalten und den größten Theil des Innenraumes der Eichel ausfüllen. Nur ein axiales bald mehr bald minder ausgedehntes Gebiet lassen sie frei. Dieses ist von einem sehr zarten, unter dem Einfluss von Reagentien oftmals stark zerfallenden Bindegewebe eingenommen,

¹ W. BATESON, The early stages in the development of *Balanoglossus* (sp. incert.). in: Quart. Journ. Microsc. Sc. N. S. vol. 24. p. 207 ff. T. 18—21.

oder vielmehr von Mengen sternförmiger Zellen, die locker in Zusammenhang mit einander stehen und sich auch in die Zwischenräume der Längsmuskelfasern hinein erstrecken. Zwischen diesen Gewebselementen, den Längsmuskelfasern und den sternförmigen Zellen bleiben nun Hohlräume übrig und in diese hinein führen einer oder zwei Poren (*p*), welche an der dorsalen Seite der Eichel und zwar ganz unten an ihrer Wurzel, eben oberhalb der Verbindung mit dem Kragen, gelegen sind. Bei *Balanoglossus minutus* Kow. und *B. claviger* D. Ch. ist ein, ziemlich genau median gelegener Porus vorhanden, bei *B. Kowalevski* A. Ag. gleichfalls einer, der aber ganz nach der linken Seite gerichtet ist, während *B. Kupfferi* Will.-S. (Fig. 2) zwei symmetrisch gelegene Eichelporus hat. Jeder Porus führt in einen kurzen wimpernden Canal, welcher von Cylinder epithel ausgekleidet ist, das aber am inneren Ende desselben plötzlich aufhört, um dem Ansatz der Längsmuskeln Platz zu machen. Letztere, wie die Ringmuskeln, sind hervorgegangen aus der Wandung des sogenannten »Wassergefäßsackes« der *Tornaria*, dessen Mündungsabschnitt sich als wimpernder Canal unverändert erhält. Weder an der Spitze der Eichel, wo DELLE CHIAJE, KEFERSTEIN und KOWALEVSKI einen Porus beschrieben haben, noch an der Basis der ventralen Seite, wo sich nach A. AGASSIZ ein langer, nach KOWALEVSKI ein dreieckiger Spalt befinden soll, ist eine Öffnung vorhanden; alle diese Autoren sind durch Einziehungen der Eichelwand durch Muskeln getäuscht.

An der Wurzel der Eichel findet sich ein Complex von Organen. Der ventralen Seite zunächst ist unter der Epidermis der vordere unpaare Theil eines structurlosen, in kalter Kalilauge unlöslichen, durch warme aber zerstöbaren Skelettkörpers gelegen, den KOWALEVSKI als »Rüsselgestell« bezeichnet (Fig. 3). Dieser unpaare Theil (Fig. 1 u. 3 *k*), der annähernd die Gestalt einer Sanduhr hat, ist an seiner ventralen Fläche mit einem zahnartigen Fortsatze (*z*) versehen, während er nach hinten übergeht in zwei flache bandförmige Schenkel (*s*), welche unter dem Epithel des Kragendarmes hinziehend das Lumen desselben spangenartig umgreifen und offenhalten. Dieses Eichelskelett ist ein Product des Darmepithels und kann aufgefasst werden als eine locale Verstärkung einer überall unter diesem befindlichen, doch an den meisten Stellen sehr dünnen Basalmembran. Die »Schenkel« liegen unter einem Paare von Falten der Kragendarmwand, der unpaare »Körper« aber zwischen der Eichelepidermis und einem Divertikel (Fig. 1 *d*) der Darmwand, welches von der Stelle ausgeht, wo sich zwischen den »Schenkeln« die Falten vereinigen und sich bis über das Vorderende des »Körpers«

hinaus ins Eichelinnere hinein erstreckt. Sein vorderer Abschnitt ist keulenförmig angeschwollen und entsendet einen sich auf die vordere Fläche des »Körpers« lagernden breiten Fortsatz ventralwärts, Mir scheint, dass dies Divertikel und namentlich der eben erwähnte Fortsatz desselben als die Matrix des »Körpers« anzusehen sind. Im Inneren ist ein enges, stellenweise obliterirendes Lumen vorhanden; die Wandung besteht aus langen fadenförmigen Zellen, wie sie sich ähnlich an vielen Stellen des Darmepithels finden. Eine Beschaffenheit derselben, welche an das Chordagewebe junger Elasmobranchier erinnerte (BATESON, l. c. p. 227), habe ich nie angetroffen. Bei sich regenerirenden Köpfen, deren Bildung ich bei *B. minutus* verfolgt habe, entsteht das Divertikel durch eine Ausstülpung der dorsalen Kragendarmwandung.

Die dorsale Seite des in Rede stehenden Organcomplexes wird von einem sackartigen Körper (Fig. 1, 2 u. 4 h) eingenommen, der mit einer ventralen Fläche dem Divertikel zugewendet ist, während die seitlichen gegen den Rücken hin convergiren und hier in einander übergehen; nach hinten, gegen den Kragen zu, läuft der Körper in einen kurzen Zipfel aus. Nach Allem, was ich habe ermitteln können, stellt dieser Körper einen allseitig geschlossenen Sack dar, dessen vorderer, größerer Theil meist leer ist, während der hintere Zipfel (s. Fig. 2) faden- und sternförmige Zellen enthält, deren Fortsätze zwischen den gegenüber liegenden Wandungen ausgespannt sind und contractil sein dürften. Außerdem liegen in der ventralen Wand feine parallele Quermuskelfasern, von denen ich jedoch nicht mit Sicherheit angeben kann, ob dieselben sich nicht auch auf die Seitenflächen erstrecken und so Ringmuskeln darstellen. Dieser Sack geht hervor aus dem von FRITZ MÜLLER entdeckten und von späteren Forschern näher beschriebenen »Herzen« der *Tornaria*. Dieses ist ein Bläschen, dessen zarte Wandung eine Musculatur besitzt, die völlig derjenigen des eben beschriebenen Sackes gleicht, und da auch im Übrigen das Lageverhältnis des Larvenherzens zum »Wassergefäßsack« sich ganz genau so gestaltet, wie es für diesen Sack des ausgebildeten Thieres hier geschildert ist, so darf man unbedenklich die Identität beider Theile annehmen. Dagegen wird man zweifelhaft bleiben, ob man diesen dorsalen Sack als »Herz« bezeichnen soll; denn er ist eben allseitig geschlossen und steht nicht in offenem Zusammenhang mit dem Blutgefäßsystem. Wenigstens ist es mir nie gelungen, einen solchen nachzuweisen, und wenn ich auch nicht unerwähnt lassen will, dass mir die Erkenntnis der gegenseitigen Beziehungen zwischen den an der Eichelbasis vereinigten Organen weit größere Schwierigkeiten bereitet hat als die Untersuchung irgend eines anderen Punktes

der complicirten *Balanoglossus*-Anatomie, und dass es mir nie gelungen ist, die letzten Zweifel hinsichtlich der Richtigkeit meiner Befunde zu beseitigen, so glaube ich doch gerade für die Behauptung eintreten zu können, dass eine Communication des »Herzens« mit dem Blutgefäßsystem nicht besteht, wie ich in der zu publicirenden Monographie durch eine ausführliche Darlegung meiner ontogenetischen Beobachtungen erklären werde. Das »Herz« liegt vielmehr dem Blutgefäßsystem nur an, und zwar einem Blutraume (Fig. 1 u. 4 *b*), der sich zwischen der ventralen Wandung des Herzsackes und der dorsalen des skeletogenen Darmdivertikels befindet. Mit diesem Blutraume steht endlich der letzte Theil des die Eichelbasis einnehmenden Organcomplexes in Verbindung, dessen Verhältnis zu den übrigen aber erst verständlich werden kann, nachdem wir uns über die Art der Begrenzung des Ganzen unterrichtet haben. Alle die bisher beschriebenen Gebilde liegen nicht im Inneren der Eichelhöhle, sondern gänzlich außerhalb derselben, und zwar ihrer hinteren, kragenwärts gekehrten Wandung dicht angeschmiegt. Dieser Theil der Wandung ist nämlich im Gegensatz zu den seitlichen nicht aus Muskelmassen gebildet, sondern stellt einen dünnen epithelialen Überzug der basalen Organe dar (Fig. 4 *ee*), und man erkennt namentlich an sagittalen und frontalen (Fig. 2) Längsschnitten durch die Eichel deutlich den Übergang in das Epithel des Mündungscanals. Man wird also das anatomische Verhältnis richtig ausdrücken, wenn man von einer Einstülpung des basalen Organcomplexes in den Boden der Eichelhöhle spricht; ontogenetisch kommt dies Verhalten durch eine Über- resp. Umwachsung jener Theile durch den sich mehr und mehr ausdehnenden und schließlich die Eichel ganz ausfüllenden »Wassergefäßsack« zu Stande. Die Berührung aber zwischen der hinteren Wand der Eichelhöhle und den in ihre Einstülpung eingesenkten Organen wird nicht überall eine innige: es bleibt vielmehr vorn, also an dem gegen die Eichelspitze gerichteten Ende und an beiden Seiten ein Zwischenraum zwischen den beiderseitigen Wänden, ein Raum, der communicirt mit dem vorhin beschriebenen zwischen »Herzen« und Darmdivertikel gelegenen Blutraum. Dieser Raum ist nicht leer, sondern angefüllt mit einem von bluterfüllten Canälen durchzogenen Zellenkörper (Fig. 4 *b'*). Es liegt, mit anderen Worten, quer über dem von Darmdivertikel, Blutraum und »Herzen« zusammengesetzten Gebilde ein spongiöser Körper von ungefähr hufeisenförmiger Gestalt, der von verzweigten Blutcanälen durchzogen ist, und diese Blutcanäle communiciren mit dem größeren centralen Blutraume. Ich glaube, dass für dies Gebilde keine Deutung so nahe liegt als die einer inneren »Kieme«. Da

die Blutcanäle nur durch das dünne Epithel des Bodens der Eichelhöhle von dieser getrennt sind, ein Wechsel des in der Höhle enthaltenen Wassers aber durch den Porus bei allen Bewegungen der Eichel stattfinden muss, so kann eine Oxydation des Blutes auf diesem Wege offenbar in reichlichem Maße erfolgen. *Balanoglossus* besäße danach außer den sogleich näher zu beschreibenden Darmkiemen noch eine »Eichelkieme« von ganz anderem Bau als jene.

Eine kaum minder complicirte Verbindung verschiedener Organe ist der Körperabschnitt, den wir mit den älteren Autoren als »Kragen« bezeichnen können. Er umschließt den vordersten Abschnitt des Darmes, in den eine weite Mundöffnung hineinführt. Der die Darmwandung stützenden schenkelartigen Fortsätze des Eichelskelettes ist bereits oben Erwähnung gethan, eben so des zahnartigen ventralen Fortsatzes des Skelettkörpers. Es sei hierzu nur noch bemerkt, dass dieser Zahn wohl kaum als Kauapparat angesehen werden darf, da seine Beweglichkeit eine sehr geringe und er überdies von dem weichen Darmepithel überzogen ist: ich möchte eher annehmen, dass er nur zur Verstärkung des Skelettkörpers dient. Im Inneren des Kragens findet sich wie in demjenigen der Eichel ein Raum, der zum großen Theil von Musculatur und Bindegewebe erfüllt ist; zwischen diesen Geweben bleiben aber unregelmäßig gestaltete Lücken, in welche von außen her Wasser aufgenommen wird. Die Zugänge zu diesen Hohlräumen sind die in meiner früheren Mittheilung als »Kragenporen« bezeichneten zwei kurzen Röhren, welche von der vorderen Wand des ersten Kiemensackpaares nach vorn in die Kragenhöhle hineinragen (Fig. 5 *kr*). Es sind von hohem Wimperepithel gebildete Canäle, deren gegen die Epidermis gekehrte Wand der Länge nach eingefaltet ist, so dass das Lumen auf dem Querschnitte halbmondförmig erscheint. Das Epithel geht am äußeren Ende direct in dasjenige der vordersten Kiementasche über, am inneren aber wird es plötzlich ganz flach und läuft aus in die Wandung, welche die Kragenhöhle umhüllt. Es kehren hier im Wesentlichen die gleichen Verhältnisse wieder, welche wir in der Eichel getroffen haben: der Übergang eines epithelialen Canales in eine aus Muskeln und Bindegewebe zusammengesetzte Wand. Diesem anatomischen Befunde entspricht auch die ontogenetische Beobachtung: die Wände der Kragenhöhle gehen aus den zwei vorderen abgeplatteten Säcken hervor, welche bei der *Tornaria* zu den Seiten des Mitteldarmes liegen, indem das ursprünglich einschichtige Epithel derselben sich verwandelt in Muskelfasern und Bindegewebszellen. Die »Kragenporen« entstehen als Auswüchse der ersten Kiemensäcke und

verbinden sich erst nachträglich mit der Kragenhöhle. Die letztere ist nach dem eben Gesagten aus einer paarigen Anlage hervorgegangen, so dass wir von einer rechten und einer linken Kragenhöhle zu sprechen hätten, die sich in der dorsalen und der ventralen Mittellinie berühren. Bei *B. minutus*, *claviger* und *Kupfferi* findet aber eine Verschmelzung der beiden Höhlen zu einer einzigen ringförmigen statt; bei *B. Kowalevski* bleiben sie zeitlebens getrennt. In beiden Fällen bewirkt aber die Aufnahme von Wasser durch die »Kragenporen« eine Anschwellung des Kragens, und indem mit dieser die Muskeln des Innenraumes zusammenwirken, entsteht ein Locomotionsapparat, der den der Eichel ergänzt. Da diese beiden Theile allein den ganzen Körper des *Balanoglossus* fortzubewegen haben, so wird es am Platze sein, hier ein paar Worte über die Bewegungsweise des Thieres zu sagen. Es liegen mir darüber namentlich Beobachtungen an *B. claviger* vor, der in reinem Sande lebt. Wird ein unversehrtes Thier auf eine nicht zu feste Sandfläche gelegt, so sucht es die Eichel, über deren Oberfläche peristaltische Wellen hinlaufen, in den Boden einzuschieben, was nur langsam gelingt, aber besonders schwer wird, wenn die Eichel bis an den nun starken Widerstand entgegengesetzten breiteren Kragen vorgedrungen ist. Da die Mundöffnung nicht geschlossen werden kann, so füllt sie sich mit Sand, der während des Fortschreitens der Bewegung tiefer und tiefer in den Darm gepresst wird. Ist endlich auch der Kragen ganz in den Sand hineingerückt, so betheiligt er sich in sehr wirksamer Weise an der Arbeit, und nun geht es rascher vorwärts, bis das Thier völlig im Boden vergraben ist. Der durch den Mund aufgenommene Sand passirt dabei den ganzen Darm und tritt, durch die schleimige Absonderung der Darmwandung locker zusammengehalten, als ein wurstförmiger Strang aus dem After hervor. Die Nahrungsaufnahme scheint also aufs innigste an die Locomotion gebunden zu sein. Die genaue Schilderung der Anordnung der Musculatur, welche bei den verschiedenen Arten nicht völlig gleich ist, kann erst in der Monographie erfolgen. Hier sei nur zweier starken Muskelmassen erwähnt, die vom Eichelskelett ausgehen und erst den Schenkeln desselben folgend fächerförmig nach der ventralen Seite und hinten bis an das Ende der Kragenhöhle ausstrahlen.

Außer diesen dem Kragen allein eigenen oder aus der Eichel in denselben sich erstreckenden Theilen sind nun aber im Inneren des Kragens noch Gebilde vorhanden, welche aus der darauf folgenden Körperregion in denselben hineinragen. Diese finden sich auf der dorsalen Seite und bilden zusammen einen starken Strang, welcher den Kragen

seiner ganzen Länge nach durchzieht. Die Mitte des Stranges nimmt ein longitudinales Blutgefäß ein (Fig. 1 *b''*, Fig. 5 u. 6 *bd*), das sich vorn in den oben beschriebenen Blutraum zwischen Darmdivertikel und »Herz« (Fig. 1 *b*) ergießt und an der Eichelwurzel 1) mit Gefäßen communicirt, die nach vorn hin ein Netz unter der Epidermis der Eichel bilden, und 2) mit zwei stärkeren Gefäßen, die parallel den Schenkeln des Eichelskelettes nach hinten ziehend den Kragendarm umgeben und sich in das ventrale Gefäß der Rumpffregion (Fig. 1 *b'''*) ergießen (bei *B. minutus* durch Vermittlung eines Bündels paralleler Gefäße [Fig. 1 *b'''*] in der hinteren Hälfte der ventralen Mittellinie des Kragens). Zu jeder Seite des dorsalen Gefäßes liegt ein Gewebsstrang, in dessen dorsaler Hälfte kräftige Längsmuskelfasern (Fig. 6 *rh**m*) liegen; es sind Fortsetzungen der Längsmuskeln der Rumpffregion, die sich am Eichelskelett inseriren.

Parallel mit diesen Strängen und ihnen vom Rücken her unmittelbar angelagert finden wir endlich ein bald mehr bandförmiges bald mehr cylindrisches Organ (Fig. 1 u. 6 *n*), etwa von der gleichen Breite wie der eben geschilderte Strang. Vorn und hinten geht dasselbe (Fig. 1) in die Epidermis über und zwar vorn an der Stelle, wo die Epidermis der Eichel sich in das Epithel der inneren Kragenoberfläche fortsetzt und hinten in den die dorsale Mittellinie der Rumpffregion einnehmenden verdickten Epidermistreifen, den wir sogleich näher zu betrachten haben werden. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass dieses Organ nervöser Natur ist: die ventrale Hälfte (Fig. 6 *nf*) desselben besteht aus einer durchaus der sogenannten Punktsubstanz des Centralnervensystems der Anneliden und Insecten entsprechenden Masse, die hauptsächlich aus äußerst zarten Längsfasern zusammengesetzt ist, die dorsale (Fig. 6 *n*) aus dicht an einander liegenden Zellen. Im Inneren dieser Zellenmasse befinden sich zahlreiche kleine, bald längliche oder gar gewundene, bald mehr kugelige Hohlräume, um welche die nächstgelegenen Zellen epithelartig angeordnet sind. Eine ziemlich kräftige Cuticula begrenzt das Lumen. BATESON (l. c. p. 225) spricht von nur einem Lumen und scheint geneigt zu sein, darin ein dem Centralcanal des Wirbelthiermarkes analoges Gebilde zu erblicken. Vergleichung von Quer- und Frontalschnitten thut indessen aufs überzeugendste dar, dass viele Hohlräume vorhanden sind, die nicht mit einander communiciren. Dieselben scheinen mir auch auf eine andere Weise zu entstehen als der Centralcanal: sie bilden sich beim Längenwachsthum des Kragen-Nervenstranges, ob nur am vorderen Ende oder an beiden, vermag ich nicht zu entscheiden. Die erste Anlage des Nervenstranges aber ent-

steht als eine Einstülpung der Epidermis des Kragens in der dorsalen Mittellinie, und zwar bei der Larve sowohl als auch bei der Regeneration des Kragens; in letzterem Falle war meist eine deutlich rinnenförmige Einstülpung zu beobachten, während nach den wenigen Schnitten, die ich von ein paar eben verwandelten Balanoglossen habe gewinnen können, nur eine leistenartige Einwucherung ohne Furche zu beobachten war. BATESON (l. c. p. 225) lässt den entsprechenden Theil des Nervensystems aus einer Verdickung des Kragen-Epiblasts entstehen, deren tiefste Schicht sich als ein solider Zellenstrang löst. So weit mir meine eigenen Beobachtungen ein Urtheil gestatten, will es mir scheinen, als ob BATESON wirklich in der von ihm beschriebenen Epiblast-Wucherung den ersten Anfang des Kragenstranges vor sich gehabt hat (Fig. 37 u. 38 *n*); dagegen dürfte der Zellenstrang, der in Fig. 39 *n.g* als der bereits vom Epiblast abgelöste Nervenstrang gedeutet ist, eher dem dorsalen Gefäß der Rumpfreion angehören [dann wäre auch die anliegende Leibeshöhle nicht die mittlere (*M''*), sondern die hintere (*M'''*)].

Als Anzeichen dieser Abstammung des Kragenstranges von der Epidermis erhalten sich bei gewissen Arten (*B. minutus*, *B. claviger*) einige außen von einer zarten Faserschicht bekleidete cylindrische Zellenstränge (Fig. 1 u. 6 *n'*), welche in sagittaler Richtung zur Epidermis ziehen und eine dauernde Verbindung mit dieser herstellen. Es scheinen nicht Überreste der ursprünglichen von der longitudinalen Einstülpung herrührenden Verbindung zu sein, sondern Theile, die sich beim Längenwachsthum von der Epidermis der vorderen oder hinteren Kragenfläche abgelöst haben; die Thatsache, dass in der Achse dieser sagittalen Stränge bisweilen ein wenn auch enger, doch sehr deutlicher Canal liegt, spricht dafür, dass sie ihre Entstehung in solchen Fällen der Bildung einer Sagittalfurche verdanken. Bei *B. Kupfferi* und *B. Kowalevski* habe ich diese sagittalen Communicationsstränge nie getroffen.

Der bisher betrachtete Theil des Nervensystems, den ich seiner Lage und besonderen Differenzirung wegen als den centralen glaube gelten lassen zu können, steht nun in Verbindung mit anderen, deren Schilderung hier eingeschaltet werden mag. Nach vorn hin setzt sich der Kragenstrang, wie wir bereits sahen, in Verbindung mit der Epidermis der Eichel. Seine Faserlage geht in eine vollkommen übereinstimmend gebildete Schicht von »Punktsubstanz« über, welche an der Eichelbasis einen Ring (Fig. 2 *nf*) von ansehnlicher Stärke unter der Epidermis bildet, gegen die Eichelspitze hin allmählich sich zuspitzt und schließlich äußerst fein wird, aber immer erkennbar bleibt. Eben so

setzt sich die »Punktsubstanz« unter dem Epithel der inneren und äußeren Kragenwand und von hier aus selbst unter dem Darmepithel hin fort, wo sie namentlich in der Mitte der dorsalen Seite eine ziemlich mächtige Lage bildet. Unter der Kragenepidermis zeigt sie ein paar regelmäßige ringförmige Verdickungen, deren bedeutendste auf der Grenze zwischen Kragen und Kiemenregion sich findet. Endlich sind zwei hiervon ausgehende Längszüge zu erwähnen, die in der dorsalen und ventralen Mittellinie durch die ganze Rumpfregeion bis an den After (Fig. 7 u. 11 *nd*, *nv*) verlaufen. Auch diese Längsnervenstränge sind nichts als Verstärkungen der sonst dünnen Faserschicht, welche überall unter der Epidermis mehr oder minder deutlich nachzuweisen ist. Die die Faserstränge bedeckenden Theile der Epidermis zeichnen sich besonders aus durch den fast vollständigen Mangel oder doch eine sehr starke Reduction der Drüsenzellen. In einer, wie es scheint, regellosen Vertheilung treten Zellen von ganz ungewöhnlichen Dimensionen auf mit großem Kern, stark lichtbrechendem Nucleolus und je einem starken Fortsatz, der in einer Röhre durch die Fasersubstanz hinzieht; diese riesigen Elemente sind unzweifelhaft Ganglienzellen, und ihr regelmäßiges Vorkommen im Kragenstrange bildet ein Argument für die Deutung desselben als des Centraltheiles (Fig. 6 *ga*) des Nervensystems.

An dem auf den Kragen folgenden dritten Abschnitt des Körpers, dem Rumpf, können wir bei allen Arten eine vordere Region unterscheiden, die durch den Besitz der charakteristischen, dem Namen »Enteropneusten« zu Grunde liegenden Kiemen ausgezeichnet ist (Kiemenregion). Der Bau dieser Kiemen ist in seinen wesentlichen Zügen viel weniger complicirt, als man nach KOWALEVSKI'S Beschreibung zu glauben geneigt ist, obwohl diese in den Hauptpunkten richtig ist. Man gelangt am leichtesten zum Verständnis dieser Bildung durch die Untersuchung von *B. Kuppferi* und *B. Kowalevski*, deren Kiemenapparat sich durch die gleichen Charaktere von dem des *B. minutus* und *B. claviger* unterscheiden. Die Kiemen sind paarige, zu beiden Seiten der Mittellinie gelegene taschenförmige Aussackungen der dorsalen Darmwand (Fig. 7 *ks*). Jede dieser Taschen öffnet sich durch einen ziemlich kurzen Canal nach außen (*kp*) in eine Längsrinne, welche parallel der Medianlinie etwas seitwärts gelegen ist, und durch eine weite Öffnung nach innen ins Darmlumen. Die innere weitere Öffnung ist aber nicht frei, sondern bedeckt von einer deckelartigen Klappe (*kd*), die von der medialen Seite entspringt und sich von hier aus lateralwärts über die Öffnung hinlegt. Da die Klappe etwas schmaler ist als die Öffnung und

auch an ihrem freien lateralen Ende nicht ganz bis an den Rand dieser heranreicht, so bleibt um sie herum ein \Rightarrow -förmiger Spalt, der die Communication zwischen der Darmhöhle und der Kiementasche vermittelt (s. Fig. 8 links oben 4, 5). In dieser einfachen Gestalt erhält sich der Apparat bei *B. Kupfferi* und *B. Kowalevski* zeitlebens. Bei *B. minutus* und *B. claviger* aber wird dieser Spalt unterbrochen durch eine Anzahl zarter Brücken, welche sich vom Rande des Deckels zu dem der Taschenöffnung hinüberspannen: hier communiciren also die beiden Hohlräume durch eine Reihe kleiner fensterartiger Öffnungen (Fig. 8, 2, 6, 7). Die Wandungen dieser Hohlräume sind durch chitinöse Skelettspannen (Fig. 9) gestützt, vertical zur Darmwand stehende Blätter, deren je drei an ihrem medialen Ende durch longitudinale Binstücke zu einer dreizinkigen Gabel verbunden sind. Diese drei Zinken verhalten sich zu den Theilen einer Kiementasche folgendermaßen. Die Deckel (Fig. 10 *kd*) sind nicht solide, sondern hohle Ausstülpungen der Darmwand. Nun erzeugt eine jede der beiden Epithelflächen, welche der Wand der Kiementasche gegenüber liegen, eine Chitinlamelle (die man aufzufassen hat als eine Verstärkung der Basalmembran des Epithels); es liegen also in jedem Deckel zwei Blätter, durch den Hohlraum des Deckels von einander getrennt. Dagegen erzeugen die Wände (Fig. 10 *w*) zweier auf einander folgender Kiementaschen gemeinsam ein Blatt. Die dreizinkige Gabel aber kommt dadurch zu Stande, dass sich das eine, zwischen zwei benachbarten Kiementaschen gelegene Blatt an seinem medialen Ende mit dem zunächst gelegenen Blatte des voraufgehenden und des folgenden Deckels verbindet (s. Fig. 8). Es gehören mithin einer Kiementasche Theile zweier Skelettgabeln an, ein Verhältnis, das zur Folge hat, dass das vorderste Skelettstück nur eine zweizinkige Gabel darstellt. Diese dreizinkigen Gabeln sind vollkommen richtig von AGASSIZ für *B. Kowalevski* beschrieben und abgebildet (p. 433, pl. 2. fig. 17). KOWALEVSKI'S Schilderung und Abbildung des Kiemenskeletts von *B. minutus* ist dagegen nicht ganz richtig: KOWALEVSKI hat die zahlreichen einzelnen Glieder für ein zusammenhängendes Ganzes gehalten (Taf. 3 Fig. 16), während in Wirklichkeit eine Verbindung nur besteht zwischen den drei Zinken jeder Skelettgabel und zwar durch feine Chitinstäbe, die in die oben beschriebenen Brücken eingeschlossen sind. Es unterscheidet sich also das Kiemenskelett der beiden von KOWALEVSKI untersuchten Mittelmeerarten von *B. Kowalevski* und *B. Kupfferi* nur durch die Existenz dieser Querverbindungen zwischen den drei Zinken der Gabeln (s. Fig. 8 4, 5 u. 6, 7). Über den feineren Bau der Kiemen sei hier nur bemerkt, dass der äußeren

Fläche der Kiementaschen Muskelfasern angelagert sind, die um die Mündung als schwache Sphincteren angeordnet sind. Von den complicirten Blutgefäßen der Kiementaschen, die KOWALEVSKI abbildet (Taf. 2 Fig. 7), habe ich nichts gefunden; statt dessen habe ich überall ein unter dem Epithel des Deckenrückens und ein unter der mittleren Skelettzinke hinziehendes Gefäß getroffen, letzteres in Zusammenhang mit Gefäßen der Darmwand stehend. Die Blutzufuhr erfolgt bei *B. minutus* durch Gefäße, welche ziemlich symmetrisch vom dorsalen Mediangefäß entspringen. Am Hinterende der Kiemenreihe findet beständig eine Bildung weiterer Kiementaschen statt und zwar nach dem Muster der Entwicklung der ersten Kiementaschen in der Larve: es entstehen paarige Aussackungen der Darmwand mit Anfangs kreisförmiger Öffnung; diese wird durch die Bildung eines von der medialen Seite entspringenden zungenförmigen Deckels bald halbmondförmig und nimmt schließlich die oben beschriebene Gestalt eines schmalen lang \supset -förmigen Spaltes an. Die Form des Darmquerschnittes in der Kiemenregion ist von KOWALEVSKI richtig dargestellt; bei *B. Kupfferi* nähern sich die seitlichen Enden der gegenüber liegenden Kiementasche einander nicht so sehr und in Folge dessen bleibt ein offener Zusammenhang zwischen der dorsalen respiratorischen und der ventralen nutritorischen Hälfte der Darmhöhle bestehen; damit in Einklang steht das Fehlen eines taschenartigen Verschlusses bei *B. Kupfferi*, wie solcher bei *B. minutus* den dorsalen Theil nach hinten begrenzt.

Zwischen der Darmwand und dem zugehörigen Kiemenapparat einerseits und der Epidermis andererseits bleibt ein Raum, der von einem somatischen und einem splanchnischen Blatt begrenzt ist. In beiden ist Musculatur entwickelt und zwar im somatischen bei allen Arten ziemlich mächtig entwickelte Längsmuskeln, bei *B. minutus* auch deutliche, wenn auch verhältnismäßig schwache, zu äußerst, unmittelbar unter der Epidermis gelegene, Ringmuskeln; bei *B. Kupfferi* vermisste ich die letzteren vollständig. Im splanchnischen Blatt scheinen überall nur Quermuskeln ausgebildet zu sein. Diese aber sind von einer ungewöhnlichen Anordnung, indem sie nicht um den ganzen Darm herumziehen, sondern in den beiden Mittellinien sich auf das hier vorhandene Längsgefäß hinüber schlagen und entweder dessen Wandung bilden (*B. Kupfferi*) oder dieser dicht anliegen (*B. minutus*). Auf solche Weise bleiben (s. Fig. 7) die rechte und die linke Rumpfhöhle von einander getrennt, und zwar an der ventralen Seite bei allen von mir untersuchten Arten und in der ganzen Länge des Rumpfes, an der dorsalen Seite nur bei einigen Arten (z. B. *B. Kupfferi*) vollständig, bei den übrigen

bloß stellenweise. Die vollständige Trennung repräsentirt den ursprünglicheren Zustand; denn die Wandungen dieser Höhlen gehen aus dem hinteren Paar von Coelomsäcken der Larve hervor. Um auf diese Rumpfhöhlen, welche sich durch alle folgenden Körperabschnitte hindurch bis an das Hinterende erstrecken, nicht wiederholt zurückkommen zu müssen, sei hier erwähnt, dass dieselben nicht leer sind, sondern eine bei Einwirkung von Reagentien gerinnende Flüssigkeit enthalten, in der verästelte (amöboide?) Zellen suspendirt sind. Bei *B. Kupfferi* findet sich diese Flüssigkeit nebst ihren Körperchen auch in der Kragenhöhle. Die Zellen nehmen hier ihren Ursprung in zwei Paaren von polsterförmigen Verdickungen an der hinteren Wand der Kragen- resp. der vorderen Wand der Rumpfhöhle. Bei *B. minutus* scheinen sie sich von dem Epithelüberzuge des dorsalen Mediangefäßes abzulösen. Bei letztgenannter Art sind ferner in diesen Höhlen und ihren Adnexen (z. B. Hohlraum der Kiemensackdeckel) und auch in den Hohlräumen der Eichel kugelige oder eiförmige Häufchen von dichtgekörnten Zellen mit großem Kern und Kernkörperchen vorhanden, von denen ich nicht sicher zu sagen vermag, ob sie zu den normalen Bestandtheilen des *Balanoglossus*-Körpers gehören, oder parasitäre Gebilde sind. Hinsichtlich der Längsmusculatur ist noch zu erwähnen, dass diese sich bei *B. Kowalevski* zu zwei starken Bändern verdickt, welche neben der ventralen Mittellinie durch die ganze Länge des Rumpfes hinziehen. AGASSIZ hat die dadurch entstehenden leistenartigen Erhebungen der Körperoberfläche beschrieben und abgebildet (p. 434, pl. 3 fig. 3 und 10 *vd''*). In der dorsalen und der ventralen Mittellinie verlaufen bei allen Arten die zwei Haupt-Gefäßstämme (Fig. 7 u. 11 *bd, bv*) des Rumpfes. Bei *B. minutus* habe ich an beiden deutliche, sich wellenförmig fortpflanzende Contractionen wahrgenommen. Beide Gefäßstämme stehen unter einander in Verbindung durch Netze von engeren oder weiteren Blutcanälen, die sich überall unter der Epidermis und unter dem Darmepithel ausbreiten.

Wir kehren nun zur Kiemenregion zurück. Schon in dieser beginnen bei allen Arten die Geschlechtsdrüsen, um sich mehr oder weniger weit über das hintere Ende des Kiemenkorbes in die folgende Region hinein zu erstrecken. Alle von mir untersuchten Arten sind getrenntgeschlechtlich. Die Geschlechtsdrüsen entsprechen einander bei Männchen und Weibchen nach Gestalt und Lage völlig. Es sind entweder einfache oder verästelte Schläuche, die zu beiden Seiten der Kiementaschen in einer ziemlich langen Reihe auf einander folgen. Eine Übereinstimmung mit den Kiemensäcken derart, dass auf je ein Paar dieser auch ein

Paar von Geschlechtsdrüsen käme, besteht nicht durchweg. Jeder Schlauch (Fig. 11 *g*) mündet durch einen, wenn auch engen, so doch jederzeit deutlichen Porus (*g'*), der lateral von den Kiemensackmündungen im Bereiche der diese aufnehmenden Längsfurchen gelegen ist. Bei *B. Kupfferi* sind jederseits zwei Reihen von Geschlechtsdrüsen vorhanden, nämlich außer der lateralen eine medial von den Kiemenmündungen, zwischen diesen und dem dorsalen Mediangefäß hinziehende. Die erstere ist in der Entwicklung der Geschlechtsstoffe oft weiter vorgeschritten als die letztere und reicht außerdem nicht über die Kiemenregion hinaus. Bei derselben Art pflegen die der Kiemenregion angehörigen Geschlechtsdrüsen am entwickeltsten zu sein, während bei *B. minutus* die auf den Kiemenkorb folgende Region als eine besondere Genitalregion unterschieden werden könnte, weil in ihr die Geschlechtsdrüsen vorzugsweise entwickelt sind; diese sind hier stets gegabelt und zwischen den beiden Ästen findet sich ein Aufhängeband, das vom Darm entspringt. Bei *B. claviger*, *B. Robinii* Giard (der mir übrigens mit der ersteren Art identisch zu sein scheint) und einer noch unbeschriebenen großen Art aus dem Rothen Meer entstehen durch starke seitliche Ausdehnung und gleichzeitige Abplattung der die Geschlechtsdrüsen bergenden Theile die höchst charakteristischen flügelartigen Verbreiterungen der Kiemen- und Genitalregion (cf. DELLE CHIAJE und KOWALEVSKI). Eine eigentliche Leberregion, wie sie von KOWALEVSKI charakterisirt ist, finde ich nur bei den eben genannten drei Arten und bei *B. minutus*. Bei allen sind hier paarweise angeordnete Aussackungen der dorsalen Körperwand vorhanden, in deren jede eine entsprechende Ausstülpung des Darmes, durch braunes bis grünes Pigment ausgezeichnet, hineinhängt. Bei *B. claviger* sollen nach KOWALEVSKI's Beschreibung die Leberausstülpungen nicht paarweise stehen, sondern »in einer bedeutenden Menge an einander gehäuft« sein. Dies ist eine Täuschung: in Wirklichkeit besteht auch hier eine ziemlich regelmäßige paarweise Anordnung, und es sind nur die äußeren Enden der hier hammerförmig gestalteten Säcke, die sich bei der dichten Stellung durch einander schieben. Über die auf die Leberregion folgende Endregion ist nichts Besonderes hier zu bemerken. Der After ist stets weit geöffnet und entbehrt eines Sphincters.

Bremen, Juli 1884.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 30.

- Fig. 1. Eichel und Kragen von *B. minutus* durch einen Sagittalschnitt halbirt (schematisch): *b* Blutraum zwischen Darmdivertikel und Herz; *b'* spongiöser Gefäßkörper oder »Eichelkieme«; *b''* dorsales Mediangefäß des Kragens; *b'''* ventrales Gefäßbündel desselben sich in *b''''*, das ventrale Mediangefäß des Rumpfes, fortsetzend; *d* Darmdivertikel; *h* Herz; *k* Körper des Eichelskeletts; *lm* Längsmuskeln der Eichel; *n* Nervenstrang des Kragens; *n', n', n'* sagittale Communicationsstränge; *p* Eichelporus; *rm* Ringmuskeln der Eichel; *s'* Darmfalten, den Schenkel des Eichelskeletts bedeckend.
- Fig. 2. Frontalschnitt durch die Wurzel der Eichel von *B. Kupfferi*: *b* Blutraum; *ee* epithelartiger Überzug des Herzens; *eh* Eichelhöhle; *h* Herz; *nf* Nervenfaserschicht; *p* rechter, *p'* linker Eichelporus; *sk* seitliche vordere Ausläufer des Skelettkörpers.
- Fig. 3. Eichelskelett von *B. minutus*: *k* Körper; *s, s* Schenkel; *z* Zahn.
- Fig. 4. Querschnitt durch den Organcomplex an der Basis der Eichel, vor dem Skelett, von *B. minutus*: *b* Blutraum; *b'* spongiöser Gefäßkörper oder »Eichelkieme«; *d* Darmdivertikel; *ee* Epithelüberzug, von der hinteren Wandung der Eichelhöhle herrührend; *h* Herz, dessen Lumen hier fast ganz durch Zellen der Wandung angefüllt ist.
- Fig. 5. Querschnitt durch den hintersten Theil des Kragens von *B. minutus*: *b'''* ventrales Gefäßbündel des Kragens, *bd* dorsales Mediangefäß; *kr, kr* Kragenporen; *lm* Längsmuskeln; *n* Nervenstrang.
- Fig. 6. Querschnitt durch den dorsalen Nervenstrang des Kragens und die anliegenden Organe von *B. minutus*: *bd* dorsales Mediangefäß; *ep* Epidermis; *ga* eine riesige Ganglienzelle; *lm* Längsmuskeln; *m* Radiärmuskeln; *n* zelliger, *nf* faseriger Theil des Nervenstranges; *n'* ein sagittaler Communicationsstrang; *rh* Fortsetzung der rechten, *rh'* der linken Rumpfhöhle in den Kragen; *rh'm, rh'm* die dazu gehörigen Längsmuskeln. [In dieser Figur ist leider, abweichend von den übrigen, die dorsale Seite abwärts gekehrt.]
- Fig. 7. Querschnitt durch die Kiemenregion von *B. minutus*: *bd* dorsales, *bv* ventrales Mediangefäß; *g* Geschlechtsdrüse; *g'* Mündung derselben; *kd* Kiemensackdeckel; *kp* Kiemensackmündung; *ks* Kiemensack; *lm* Längsmuskeln; *nd* dorsaler, *nv* ventraler Nervenstrang.
- Fig. 8. Drei Kiemenpaare in schematischer Darstellung, flach ausgebreitet gedacht: *1* der Deckel *kd* ist nach Durchtrennung der brückenartigen Verbindungsstäbchen emporgehoben; in *2* befindet er sich in seiner natür-

lichen Lage, festgehalten durch die brückenartigen Stäbchen; in 3 ist er nahe dem medianen Ursprung abgeschnitten, so dass man die Mündung des Kiemensackes *kp* sieht. Auf der linken Seite sind die Skeletteile in die Umrisse der Kiemen eingezeichnet: 5 von *B. Kupfferi* und *Kowalevski*, 4 vorderste, zweizinkige Gabel; 6 von *B. minutus* und *claviger*; 7 vorderste, zweizinkige Gabel.

- Fig. 9. Kiemenskelett von *B. Kupfferi* oder *Kowalevski* (a) und *B. minutus* oder *claviger* (b) (schematisch).
- Fig. 10. Querschnitt durch zwei Kiemensäcke von *B. minutus* (Theil eines Frontalschnittes durch die Kiemenregion): *br* brückenartige Verbindungsstücke; *kd* Kiemensackdeckel; *ks* Kiemensack mit den darin gelegenen zwei Chitinblättern; *w* Wand zwischen den benachbarten Kiemensäcken mit dem darin gelegenen einen Chitinblatt.
- Fig. 11. Querschnitt durch die Genitalregion von *B. minutus*: *bd* dorsales, *bv* ventrales Mediangefäß; *g* Genitaldrüse; *g'* Mündung derselben; *lm* Längsmuskeln des Rumpfes; *nd* dorsaler, *nv* ventraler Mediannerv.
-